

LES APPORTS DE LA GÉNÉTIQUE DANS LA FILIÈRE OSTRÉICOLE FRANÇAISE

THE CONTRIBUTION OF GENETICS TO FRENCH SHELLFISH FARMING

Par Sylvie LAPÈGUE⁽¹⁾ et Tristan RENAULT⁽²⁾
(Communication présentée le 21 juin 2018,
Manuscrit accepté le 29 mars 2019)

RÉSUMÉ

L'apport le plus connu et certainement le plus important de la génétique à la filière ostréicole est le développement de l'huître creuse triploïde. Le caryotype de l'huître triploïde, produite pour la première fois dans les années 1980, est composé de triplets de chromosomes (3n) et non de paires (2n) comme chez l'huître « commune ». Actuellement, les huîtres triploïdes sont obtenues par croisement d'huîtres diploïdes et tétraploïdes. Ces huîtres se caractérisent par une quasi absence de laitance qui les fait apprécier d'une majorité de consommateurs, et par une croissance plus rapide, permettant un cycle de production plus court. En parallèle, l'exploitation de résistances naturellement présentes dans la diversité des huîtres françaises a été envisagée pour améliorer la santé des cheptels qui est un enjeu majeur de la durabilité des élevages aquacoles. Actuellement, les connaissances acquises et les outils développés permettent de proposer les premiers transferts de méthodes de sélection vers le secteur ostréicole.

Mots clés : huître creuse, triploïdie, sélection, maladies, ostréiculture.

ABSTRACT

The most known and certainly the most important contribution of genetics to the oyster industry is the development of the triploid cupped oyster. Released for the first time in the 1980s, the triploid oyster has triplets of chromosomes instead of pairs. Currently, triploid oysters are obtained by crossing diploid and tetraploid oysters. These oysters are characterized by a near lack of milt in summer, which makes them generally popular with consumers, and by a faster growth, allowing a shorter production cycle. In parallel, the exploitation of natural resistance in the diversity of French oysters has been considered to improve the health of farmed populations which is a major challenge for the sustainability of aquaculture farms. Currently, the knowledge acquired and the tools developed make it possible to propose the first transfer of selection methods to the shellfish sector.

Key words: Cupped oyster, triploidy, selection, disease, shellfish farming.

INTRODUCTION

Plusieurs espèces d'huîtres se sont succédé en France pour permettre le développement de l'ostréiculture moderne vers 1860 (Lescroart, 2017). L'introduction de l'huître creuse japonaise, *Crassostrea gigas*, a été réalisée volontairement en France, depuis le Japon et le Canada, au début des années 1970, pour remplacer l'huître creuse portugaise, *Crassostrea angulata*, afin de soutenir

la production ostréicole nationale. En effet, des épisodes de mortalité massive, affectant les huîtres portugaises adultes, ont été observés le long du littoral français entre 1966 et 1972. Cette huître creuse portugaise, comme son nom ne l'indique pas, était elle-même originaire d'Asie, et avait permis de soutenir l'ostréiculture lorsque l'huître plate, *Ostrea edulis*, endémique des côtes

(1) Laboratoire de Génétique et Pathologie des Mollusques Marins, Ifremer, Avenue de Mus de Loup, 17390 La Tremblade.
Courriel : Sylvie.Lapegue@ifremer.fr

(2) Département Ressources Biologiques et Environnement, Ifremer, Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 03.
Courriel : Tristan.Renault@ifremer.fr

européennes, avait subi une surexploitation importante au début du XX^e siècle, puis l'impact majeur de maladies parasitaires à partir de la fin des années 1960 (Grizel & Héral, 1991). Ainsi, l'histoire de l'ostréiculture a été marquée par plusieurs épizooties qui ont sensibilisé les acteurs à la santé des cheptels comme enjeu majeur de la durabilité des élevages. Cette activité est réalisée dans l'environnement partagé qu'est la mer, principalement sur les estrans (parties du littoral alternativement couvertes et découvertes par la mer). Il s'agit clairement d'une activité à risque où peu de facteurs peuvent être contrôlés au contraire de beaucoup d'élevages terrestres. Bien avant la sélection, et relativement peu de temps après le début de la domestication de ces espèces, l'apport le plus connu et certainement le plus important de la génétique à la filière ostréicole est le développement de l'huître creuse triploïde. Ainsi nous verrons ce que sont les huîtres triploïdes, comment elles sont produites, et les questionnements qu'elles induisent avant de voir comment l'exploitation de résistances naturellement présentes dans la diversité des huîtres françaises a été envisagée pour améliorer la santé des cheptels et comment les connaissances acquises et les outils développés permettent de proposer les premiers transferts de méthodes de sélection vers le secteur ostréicole (**Figure 1**).



Figure 1 : L'ostréiculture, une filière économiquement importante en France (copyright Ifremer).

QU'EST-CE QU'UN ORGANISME POLYPLOÏDE ?

Chez la plupart des organismes vivants supérieurs, les chromosomes sont présents sous forme de paires. On parle d'organismes diploïdes, ou « $2n$ », « n » représentant le nombre de paires de chromosomes. L'homme possède 23 paires de chromosomes ($n = 23$), soit 46 chromosomes au total. Chez les organismes triploïdes, ou « $3n$ », les chromosomes ne sont pas présents en paires mais en triplets. Le matériel génétique d'une huître creuse diploïde se compose de dix paires de chromosomes ($2n = 20$ chromosomes) (**Figure 2**). Chez une huître triploïde, les paires de chromosomes sont remplacées par des triplets, et l'huître possède donc trente chromosomes au total ($3n = 30$

chromosomes). Sur le même principe, une huître tétraploïde ($4n$) est une huître qui possède 40 chromosomes, organisés en quadruplets ($4n = 40$ chromosomes). On nomme « polyploïde » un organisme dont le caryotype comporte plus de deux paires pour chaque chromosome. Les organismes polyploïdes possèdent exactement les mêmes gènes que les organismes diploïdes, mais ils en ont plus de deux.

POURQUOI PRODUIRE DES HUÎTRES TRIPLOÏDES ?

L'huître creuse triploïde possède des caractéristiques physiologiques différentes d'une huître diploïde, qui en font un animal d'intérêt pour l'ostréiculture et qui expliquent qu'elle soit largement élevée par les ostréiculteurs. En effet, en période estivale de maturation, l'huître diploïde ($2n$) dépense jusqu'à 80 % de son énergie pour produire des gamètes qui seront expulsés dans la colonne d'eau pour la reproduction. De plus, la présence des produits génitaux dans la chair de l'animal durant la période estivale, avant la reproduction, lui confère une fragilité importante au transport, pouvant entraîner des mortalités, et un goût souvent peu prisé par les consommateurs. L'huître triploïde ($3n$), quant à elle, ne produit que très peu de produits génitaux et réoriente l'énergie consacrée à la reproduction vers d'autres fonctions comme la croissance. C'est pourquoi, elle a un goût plus constant toute l'année et des performances de croissance supérieures qui se traduisent par un raccourcissement du cycle de production.

COMMENT PRODUIRE DES HUÎTRES TRIPLOÏDES ?

En dehors des processus habituels de reproduction, il est possible d'intervenir de manière expérimentale au moment de la fécondation des ovocytes par les spermatozoïdes afin d'obtenir des huîtres triploïdes. En préambule, il est à rappeler que les huîtres sont hermaphrodites alternées, c'est-à-dire que chaque animal est alternativement mâle et femelle d'une année sur l'autre. Ainsi, chaque année, il existe dans la nature une population d'huîtres

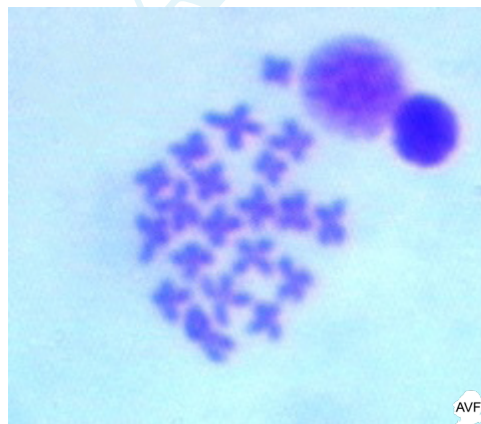


Figure 2 : Étalement chromosomique d'une cellule d'huître diploïde avec 20 chromosomes. (copyright Ifremer)

dont une partie est femelle et l'autre mâle. Il est à noter que l'on peut rencontrer des huîtres triploïdes apparues spontanément dans le milieu naturel. La triploïdisation peut être obtenue par deux méthodes. La première, communément dénommée « méthode chimique » fait usage de produits chimiques induisant l'inhibition de la première division méiotique et bloquant ainsi l'expulsion d'une partie du matériel génétique par l'ovocyte fécondé. Celui-ci passe ainsi de 20 chromosomes à 30 chromosomes. Cette méthode a été mise au point à la fin des années 1980 et est utilisée par les éclosiers qui sont ainsi devenus des acteurs importants de la filière. Une des difficultés associées à cette méthode chimique est que le taux de triploïdie induite est variable, ce qui conduit à des lots hétérogènes (mélange de diploïdes et de triploïdes). La deuxième méthode, communément utilisée à l'heure actuelle, conduit à la production de lots 100 % triploïdes – elle consiste à croiser des géniteurs diploïdes et des géniteurs tétraploïdes. Des méthodes de production de tétraploïdes ont donc été développées. Les deux principales sont les suivantes :

- une méthode indirecte brevetée par des chercheurs américains (brevet « Rutgers »). Elle consiste à produire des géniteurs tétraploïdes, à partir de la sélection en laboratoire d'huîtres triploïdes, produites par la méthode « chimique », qui réussissent à avoir un niveau suffisamment élevé de gamétogenèse femelle. Les ovocytes produits par ces femelles $3n$ sont ensuite isolés par dilacération des gonades, et fécondés par du sperme issu d'individus mâles diploïdes en présence d'un produit chimique induisant l'inhibition de la première division méiotique aboutissant à la production de larves, puis de naissains tétraploïdes.
- une méthode directe d'obtention de tétraploïdes brevetée par l'Ifremer en 2007 consiste à produire des tétraploïdes à partir de géniteurs mâles et femelles diploïdes. Des ovocytes prélevés chez des huîtres à statut femelle $2n$ sont ainsi fécondés par du sperme issu d'individus mâles $2n$ en présence d'un produit chimique. Dans ces conditions, des larves obtenues présentent différents niveaux de ploïdie ($2n$, $3n$ et $4n$). Les individus tétraploïdes peuvent être séparés des diploïdes et triploïdes par tamisage du fait de leurs tailles différentes. Il est possible ainsi d'obtenir des individus tétraploïdes ($4n$) sans passer par une étape impliquant un géniteur triploïde. Les huîtres tétraploïdes étant pleinement fertiles, elles peuvent être utilisées pour produire des triploïdes par croisement avec des diploïdes. Elles peuvent également être croisées entre elles pour constituer des lignées tétraploïdes.

LES HUÎTRES TRIPLOÏDES SONT-ELLES STÉRILES ?

La stérilité se définit comme l'incapacité de se reproduire et de produire naturellement une descendance durable dans le temps. Il peut donc y avoir une stérilité malgré la production de gamètes. Une stérilité est également possible malgré la production d'une descendance, si cette dernière n'est pas durable dans le temps (viable). Des coupes histologiques de gonades d'huîtres

creuses triploïdes ont montré une production de gamètes, mais en quantité très faible par rapport à des huîtres diploïdes. Ainsi, on peut conclure à la présence d'un faible effort gamétogénique chez les huîtres triploïdes dans les conditions naturelles. Par ailleurs, des expériences de croisements menées en laboratoire ont mis en évidence que la descendance d'huîtres triploïdes a, dès la phase larvaire, une viabilité très inférieure à celle des huîtres diploïdes (Suquet *et al.* 2016). Cependant, certains ostréiculteurs ont signalé des « pontes » d'huîtres triploïdes. En plusieurs occasions, après analyse de la polyploïdie des animaux en question, les huîtres se sont révélées être en réalité des diploïdes. Dans le contexte des connaissances actuelles, la conjugaison d'une très faible production de gamètes, d'une aptitude à « pondre » réduite et de la très faible viabilité des larves triploïdes, sont autant d'éléments qui soutiennent l'hypothèse d'une capacité de l'huître triploïde à se reproduire extrêmement réduite en milieu naturel, voire inexistante.

COMMENT EST ORGANISÉE CETTE FILIÈRE DE PRODUCTION ?

Une production annuelle spécifique d'huîtres creuses tétraploïdes, par reproduction du stock d'animaux tétraploïdes disponibles, est réalisée par l'Ifremer avec l'objectif de transférer ces animaux à des éclosiers français. Les livraisons d'huîtres creuses tétraploïdes mâles aux éclosiers français souhaitant produire des huîtres triploïdes sont effectuées dans le cadre de contrats annuels entre l'Ifremer et ces entreprises. Ainsi, depuis une dizaine d'années, l'Ifremer fournit entre 100 et 200 géniteurs mâles tétraploïdes par an. Ces huîtres sont identifiées grâce à une puce électronique collée sur une de leurs valves et sont envoyées selon un mode opératoire et une traçabilité stricts afin de maîtriser les risques d'échappement dans le milieu extérieur. Les spermatozoïdes obtenus à partir de chaque géniteur $4n$ sont utilisés dans les éclosiers sous leur responsabilité pour féconder des ovocytes de géniteurs femelles diploïdes ($2n$) leur appartenant, afin de produire une descendance composée d'individus uniquement triploïdes. Après fécondation dans les éclosiers, les coquilles des huîtres mortes sont retournées à l'Ifremer comme preuve de leur sacrifice pour la reproduction. La production d'huîtres tétraploïdes fait l'objet de contrôles rigoureux dans les installations de l'Ifremer : des cuves fermées sont utilisées et les effluents sont traités.

L'ANALYSE DES RISQUES

La production d'huîtres creuses triploïdes pour la filière française pose des interrogations d'ordre scientifique, éthique et sociétal. Aussi différentes expertises ont été réalisées dès 1998 afin d'évaluer les risques éventuels encourus sur les plans génétique, environnemental et concernant la sécurité du consommateur. La première expertise relative au risque pour l'environnement lié à l'introduction d'huîtres creuses triploïdes dans le milieu naturel a été conduite en 1998. Elle concernait « l'effet d'un flux

éventuel de tétraploïdes dans les zones conchyliques : évaluation de l'impact environnemental » (Chevassus au Louis, 1998). Elle a été complétée en octobre 2004, par un avis du Comité d'éthique et de précaution (COMEPRA) sur le thème « Ostréiculture et biotechnologies » (COMEPRA, 2004). Les conclusions ont été qu'il n'y avait pas de raisons avérées de ne pas proposer à la filière ostréicole ce type de produit, mais qu'il fallait rester vigilant notamment au niveau du milieu quant à l'apparition de formes polyploïdes dans le naissain issu du recrutement naturel. Ces formes pourraient en effet être un indicateur de l'apparition de populations polyploïdes dans le milieu naturel. En revanche, la nécessité d'un suivi attentif de sa mise en œuvre a été soulignée. Ainsi, en réponse aux préconisations de ces expertises, l'Ifremer a renforcé le réseau d'observation concernant « l'effet éventuel d'un flux de polyploïdes dans les zones conchyliques », nommé « Biovigilance ». Dans le contexte d'un développement de la filière d'huîtres triploïdes, il permet un contrôle a posteriori de la reproduction d'huîtres tétraploïdes ou triploïdes dans le milieu, et donc de leur dissémination. Cette biovigilance part du principe qu'une détection précoce de cas positifs permettrait à l'autorité compétente de les stopper compte tenu de l'inertie importante du système due à la biomasse de reproducteurs diploïdes dans l'environnement. Concernant les risques éventuels pour le consommateur, un avis de l'Agence nationale de la sécurité sanitaire, de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES) a été émis en 2001 concernant la présentation d'éléments scientifiques d'appréciation de l'équivalence des huîtres *Crassostrea gigas* triploïdes, par rapport à des organismes diploïdes ou dits « sauvages » (ANSES 2001). Pour les risques potentiels liés à ce nouveau produit, l'ANSES conclut que « dans l'état actuel des données disponibles, [...] le caractère polyploïde des huîtres ne paraît pas constituer en lui-même un facteur de risque sanitaire au regard de l'existence de ce phénomène, à l'état naturel dans les règnes animal et végétal, et de son recul d'utilisation à des fins d'amélioration des espèces ; [...] les huîtres triploïdes sont consommées depuis de nombreuses années, sans que n'aient été rapportés d'incidents particuliers liés à leur consommation ». Suite aux mortalités massives de juvéniles d'huître creuse observées depuis 2008 sur l'ensemble du territoire français, la question de l'implication potentielle du naissain produit en éclosion et notamment des huîtres creuses triploïdes dans ces mortalités s'est posée. Un rapport a été rendu en 2009 au directeur du Cabinet du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (Chevassus au Louis *et al.* 2009). Sur la base des informations disponibles, ce rapport conclut que :

- l'hypothèse d'une prolifération spontanée d'huîtres triploïdes ou tétraploïdes dans les bassins conchyliques ne peut pas être retenue, sur la base de simulations prenant en compte l'importance et la fréquence des échappements potentiels, la valeur sélective des animaux tétraploïdes, le degré d'isolement entre les différents types de gamètes et l'existence d'une production endogène de tétraploïdes ;
- aucun élément scientifique ne permet d'affirmer que le caractère triploïde d'une huître induit de plus fortes mortalités et

serait à l'origine du phénomène de mortalité massive du naissain d'huître creuse rapporté depuis 2008.

Enfin, plus récemment, l'Office Parlementaire d'Évaluation des Choix Scientifiques et Technologiques (OPECST), a rendu un rapport en 2017 sur les « enjeux économiques, environnementaux, sanitaires et éthiques des biotechnologies à la lumière des nouvelles pistes de recherche » (OPECST, 2017). Dans ce document, les rapporteurs estiment que « la coexistence des différentes façons de cultiver des huîtres, éclosion-nurserie et ostréiculture traditionnelle, n'est pas menacée par les huîtres triploïdes, aucun lien de causalité n'ayant été établi entre culture des huîtres triploïdes et surmortalités virales ou bactériennes, aucune preuve n'ayant été apportée de la menace contre la biodiversité que pourrait constituer une éventuelle interfertilité des huîtres triploïdes avec les huîtres naturelles ».

ET LA SÉLECTION ?

Sélectionner des animaux revient à choisir des individus ayant des caractères intéressants pour l'élevage (meilleure résistance à une maladie, meilleure croissance, ...), et à les reproduire selon des plans de croisement particuliers pour obtenir des descendants plus performants que leurs parents pour les caractères en question. Ceci implique :

- que de la variabilité existe dans l'espèce pour le caractère d'intérêt et qu'elle soit transmissible (héritable) de génération en génération ;
- de pouvoir reproduire les animaux selon un plan particulier pour transmettre le caractère d'intérêt tout en conservant une base génétique suffisamment large pour que le programme de sélection puisse être durable ;
- que l'intérêt économique d'améliorer un caractère ait été analysé par rapport au coût de la mise en place d'un programme de sélection ainsi que la perception d'un tel produit par le secteur professionnel et le consommateur.

Il est nécessaire de rappeler ici que l'on ne parlera que d'huîtres creuses diploïdes, puisque les huîtres creuses triploïdes sont stériles. Les résultats d'une sélection basée sur un compartiment fertile peuvent tout à fait s'appliquer sur un produit fini que sont les huîtres triploïdes après croisements entre huîtres diploïdes et tétraploïdes. Cependant sélection et triploïdie sont clairement des démarches dissociées à leur origine. L'huître creuse japonaise a subi des mortalités dès son introduction en Europe. Mais celles-ci sont restées économiquement supportables par la filière jusqu'en 2008. Cette année-là des mortalités massives de naissains d'huîtres creuses ont été observées dans l'ensemble des zones de production françaises associées à la présence d'un variant du virus *Ostreid herpesvirus* type 1 (OsHV-1, Segarra *et al.* 2010) et ont causé des pertes très importantes pour la filière ostréicole (Le Monde 2008). À partir de 2012, ce sont les huîtres creuses adultes qui ont à leur tour subi des mortalités massives associées à une bactérie (Barbosa-Solomieu *et al.* 2015). Aussi, c'est le caractère survie qui a intéressé la recherche dès l'introduc-

tion de l'espèce pour essayer d'identifier si des bases génétiques existaient pour ce caractère aux stades naissain et adulte.

Il a été mis en évidence qu'une variabilité importante existait pour le caractère survie au stade naissain et qu'il était possible de sélectionner des animaux plus résistants ou tolérants à une infection virale due au virus OsHV-1 (Dégremont *et al.* 2015a, 2015b). L'héritabilité observée suite à des infections expérimentales par le virus est assez importante au stade naissain (entre 0,49 et 0,65), ce qui indique que la sélection pourrait être assez efficace au stade naissain. Des estimations d'héritabilité réalisées varient entre 0,34 et 0,63. Les outils de la génomique permettent actuellement d'aller plus loin dans la connaissance des bases génétiques de ce caractère. Ainsi par exemple une carte génétique de plusieurs milliers de marqueurs a été produite (Gagnaire *et al.* 2018) permettant de rechercher des marqueurs associés au caractère de survie au stade naissain. D'autres panels de marqueurs permettent d'envisager de tester la sélection génomique, c'est-à-dire le tri des animaux sélectionnés sur la base des informations apportées par leurs gènes. Les marqueurs génétiques permettent aussi de caractériser la diversité de l'espèce et d'améliorer la traçabilité dans les élevages. Ainsi la diversité des lignées en sélection et leur apparentement peuvent être suivis. Les animaux peuvent également être élevés en mélange pour optimiser les schémas de sélection tout en ayant l'information de l'appartenance d'un descendant à telle ou telle famille d'origine (Lapègue *et al.* 2014). Ces outils sont actuellement transférés dans le cadre de plusieurs projets de recherche et développement (Haffray *et al.* 2013; <http://www.vivaldi-project.eu/fr>).

Mettre en place de tels programmes nécessite de réaliser des croisements contrôlés, ce qui implique les éclosiers comme acteurs principaux au cœur de cette démarche. Ces acteurs sont relativement récents dans le secteur ostréicole (années 1980) et ont commencé leur activité principalement pour produire du naissain d'huître creuse diploïde et pallier aux manques de naissain naturel certaines années. Leur activité s'est ensuite développée en grande majorité dans la production de naissain d'huîtres triploïdes. Actuellement plusieurs entreprises investissent dans

des programmes d'amélioration génétique et pour certaines avec le soutien du SYSAAF (Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français, <https://www.sysaaf.fr/Le-SYSAAF>). Un des challenges principaux est la durabilité de tels programmes. Il est ainsi nécessaire de travailler sur un caractère d'intérêt tout en conservant une base génétique suffisamment large et donc un nombre de familles important pour pouvoir faire évoluer le programme en fonction des besoins (résistance à une seconde maladie par exemple). Il a en effet été mis en évidence des risques d'érosion de la diversité génétique lors de pratiques associées à des programmes de sélection ou de restauration (Taris *et al.* 2006; Lallias *et al.* 2010). Un second challenge repose sur l'acceptabilité au plan national par les professionnels et les consommateurs d'un produit dont une partie du cycle de production est réalisé en dehors de la mer. Cette question est particulièrement d'actualité pour la production d'animaux consommés principalement crus et dont l'image de naturalité est très importante. Elle se pose avec plus ou moins d'acuité selon les espèces (huîtres, moules) et les régions françaises plus ou moins touchées par ces problèmes de mortalité massive. L'intérêt économique d'une telle démarche pour un caractère de survie reste également à analyser pour un produit à relativement faible valeur ajoutée (même si certaines huîtres peuvent être vendues très cher, en particulier à l'exportation) et dont l'unité d'élevage est davantage le lot que l'individu.

CONCLUSION

La filière ostréicole est une filière jeune, pour laquelle la domestication est toujours en cours. L'apport le plus connu et certainement le plus important de la génétique à la filière ostréicole est le développement de l'huître creuse triploïde. En parallèle, l'exploitation de résistances naturellement présentes dans la diversité des huîtres françaises a été envisagée pour améliorer la santé des cheptels qui est un enjeu majeur de la durabilité des élevages aquacoles. L'ensemble de ces innovations ne va pas sans poser de questions à l'ensemble des acteurs que sont les professionnels, les législateurs, les chercheurs et les consommateurs.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSES. Avis de l'Agence française de sécurité sanitaire des aliments relatif à la présentation d'éléments scientifiques d'appréciation de l'équivalence des huîtres *Crassostrea gigas* triploïdes, par rapport à des organismes diploïdes ou «sauvages», en vue de répondre à certaines inquiétudes des consommateurs ; Saisine 2001-SA-0080. Disponible à : <https://www.anses.fr/fr/system/files/BIOT2001sa0080.pdf> (consulté le 2.5.2019).
- Barbosa-Solomieu V, Renault T, Travers M-A. Mass mortality in bivalves and the intricate case of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Journal of Invertebrate Pathology 2015; 131: 2-10.
- Chevassus au Louis B. Effet d'un flux éventuel de tétraploïdes dans les zones conchylicoles : évaluation de l'impact environnemental. Rapport d'expertise pour le Comité Scientifique du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (COSMAP), séance du 24/11/1998.
- Chevassus au Louis B, Bœuf B, Bonhomme F, Mathieu M. L'utilisation de naissain d'écloserie, en particulier triploïde, en ostréiculture : analyse des conséquences sanitaires, environnementales, génétiques et zootechniques. Rapport au Directeur de Cabinet du Ministre de l'Agriculture et de la Pêche, 2009. Disponible à : <https://www.ladocumentationfrancaise.fr/var/storage/rapports-publics/094000289.pdf> consulté le 2.5.2019
- COMEPR. Premier avis du Comité d'Ethique et de Précaution pour les Applications à la Recherche Agronomique de l'IFREMER – Ostréiculture et biotechnologies, 2004.
- Dégremont, L, Lamy, J-B, Pépin, J-F, Travers, M-A., Renault, T. New insight for the genetic evaluation of resistance to Ostreid herpesvirus Infection, a worldwide disease, in *Crassostrea gigas*. Plos One 2015a; 10: e0127917.
- Dégremont L, Nourry M, Maurouard E. Mass selection for survival and resistance to OsHV1 infection in *Crassostrea gigas* spat in field conditions: response to selection after four generations. Aquaculture 2015b; 446: 111-121.
- Gagnaire PA, Lamy J-B, Cornette F, Heurtebise S, Dégremont L, Flahauw E, et al. Analysis of genome-wide differentiation between native and introduced populations of the cupped oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata*, Genome Biology and Evolution 2018; 10: 2518-2534.
- Grizel H & Héral M. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). ICES Journal of Marine Science 1991; 47: 399-403.
- Haffray P, Genestout L, Barbotte L, Lapègue S. GigADN : Tentative de mise au point du contrôle de filiation avec des marqueurs ADN chez l'huître creuse; 2013. Rapport final de la convention FranceAgrimer SIVAL NL : 2010-1021.
- Lallias D, Boudry P, Lapègue S, King JW, Beaumont AR. Strategies for the retention of high genetic variability in European flat oyster (*Ostrea edulis*) restoration programmes. Conservation Genetics 2010; 11: 1899-1910.
- Lapègue S, Harrang E, Heurtebise S, Flahauw E, Donnadiou C, Gayral P, et al. Development of SNP-genotyping arrays in two shellfish species. Molecular Ecology Resources 2014; 14: 820-830.
- Le Monde – L'ostréiculture connaît sa crise la plus grave depuis 40 ans. Disponible sur https://www.lemonde.fr/economie/article/2008/08/16/l-ostréiculture-connaît-sa-crise-la-plus-grave-depuis-40-ans_1084467_3234.html (consulté le 15.05.2018).
- Lescroart M. Les huîtres, 60 clés pour comprendre. Editions Quae ; 2017.
- OPECST. Les enjeux économiques, environnementaux, sanitaires et éthiques des biotechnologies à la lumière des nouvelles pistes de recherche. Rapport d'information n° 507 (2016-2017) de M. Jean-Yves Le Déaut, député et Mme Catherine Procaccia, sénateur, fait au nom de l'Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques, déposé le 14 avril 2017. Disponible à <https://www.senat.fr/rap/r16-507-1/r16-507-11.pdf> consulté le 2.5.2019
- Segarra A, Pepin J-F, Arzul I, Morga B, Fauray N, Renault T. Detection and description of a particular Ostreid herpesvirus 1 genotype associated with massive mortality outbreaks of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, in France in 2008. Virus Research 2010; 153: 92-99.
- Suquet M, Malo F, Quere C, Ledu C, Le Grand J, Benabdelmouna A. Gamete quality in triploid Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). Aquaculture 2016; 451: 11-15.
- Taris N, Ernande B, McCombie H, Boudry P. Phenotypic and genetic consequences of size selection at the larval stage in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 2006; 333: 147-158.